

# RÉPERTOIRE DES DONNÉES UTILES POUR EFFECTUER LES TESTS D'INTERCOMPATIBILITÉ CHEZ LES BASIDIOMYCETES

## I. — INTRODUCTION

par J. BOIDIN et P. LANQUETIN\*

MOTS CLEFS : Basidiomycètes, caractères mycéliens, thallies.

### ABRÉVIATIONS ET DÉFINITIONS DES TERMES EMPLOYÉS

L'emploi des tests d'intercompatibilité se généralise lentement mais sûrement. Ceci est dû en partie au progrès que fait dans les esprits le concept biologique de l'espèce, mais surtout aux services que rendent au mycologue systématicien hésitant ces réponses des champignons eux-mêmes à la question : Vous reconnaissez-vous ou non ?

A la demande de plusieurs mycologues étrangers, nous nous proposons de résumer les données utiles accumulées sur les Basidiomycètes saprophytes, en publiant successivement, avec l'aide de quelques collègues, le répertoire :

- des Phragmobasidiomycètes saprophytes,
- des Aphyllophorales non porées,
- des Aphyllophorales porées,
- des Agaricales sensu lato,
- des Gastéromycètes.

Nous n'avons pas la prétention d'être exhaustifs. Bien des données sont dispersées dans des travaux aux orientations diverses et ne sont pas aisément repérables. Nous prions instamment tous ceux qui constateraient des oublis de nous les signaler, et, s'il s'agit de leurs propres travaux, de nous adresser leur publication involontairement omise.

Les données utiles sont, pour l'essentiel, la thallie, la présence de boucles, la facilité de croissance des mycéliums. Cependant dans bien des cas, les données

\* Laboratoire de Mycologie associé au C.N.R.S., Université Claude Bernard, 43 Boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

sur le comportement nucléaire au cours du cycle sont intéressantes à connaître : on peut par exemple croiser des mycéliums haploïdes d'espèces hétérothalles sans boucles, si le comportement nucléaire est de type «normal», «subnormal», ou «hétérocytique» (voir définitions plus loin); il est utile de savoir qu'une espèce est astatocénocytique, c'est-à-dire à boucles «variables» en fonction des conditions d'aération (accumulation du CO<sub>2</sub>), pour ne pas conclure inconsidérément à une compatibilité imparfaite.

Les espèces retenues dans le répertoire seront donc celles pour lesquelles ont été glanés des renseignements utiles pour les tests d'intercompatibilité. Beaucoup de données ne portent que sur les mycéliums secondaires; elles ne seront pas retenues sauf si les boucles sont dites opposées ou verticillées, car, jusqu'à preuve du contraire, cela signifie que les mycéliums primaires et secondaires ne seront pas distinguables par la présence de boucles erratiques, ni par des colorations nucléaires. En cas de résultats différents tous seront cités : c'est ainsi que certaines espèces morphologiques sont formées de souches hétérothalles et de souches homothalles (ex. : *Sistotrema brinkmannii*, *Hyphoderma setigerum* et *praetermissum*, *Typhula micans*, ...); dans le concept biologique de l'espèce, il s'agit d'espèces distinctes, puisque d'infranchissables barrières de stérilité existent en conditions naturelles, même si, aujourd'hui, un seul nom spécifique est disponible. Dans tous les cas où un seul nom spécifique recouvre plusieurs espèces biologiques non dénommées, nous indiquerons aggr. pour agrégat ou espèce collective : ex. *S. brinkmannii* aggr.

Les Basidiomycètes seront classés alphabétiquement par les noms d'espèces. Le ou les noms de genre utilisés dans les publications citées seront donnés ensuite; leur sera parfois ajouté un nom de genre «plus moderne», c'est-à-dire proposé ultérieurement, s'il est utilisé désormais dans les flores récentes; cette citation est faite dans le but de faciliter la consultation de cet index, mais n'est pas une prise de position en faveur des trop fréquents changements d'affectation générique. L'auteur de l'espèce est inscrit sans parenthèse si l'un des noms de genre cités (le premier, en général) est celui dans lequel il a décrit l'espèce. Si le nom d'espèce est un synonyme postérieur, ou correspond à une erreur de dénomination, il figurera souligné, et on indiquera le renvoi à un nom valide ou valable. Sous ce dernier seront cités les synonymes avec les données publiées sous leur nom. Les sous-espèces et variétés seront placées après l'espèce de rattachement, et non à leur place alphabétique.

## SIGNIFICATION DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS

Remarques générales :

Un sigle sera souligné si le résultat est **préssumé**; ce sera souvent le cas de l'Homothallie (voir plus loin).

<sup>\*</sup> signale un résultat approché, c'est-à-dire qui ne peut être parfaitement exprimé par le sigle utilisé; exemple : «d», dans la colonne 4 signifie dicaryotique; si un mycélium est en majorité dicaryotique, mais peut aussi montrer des files d'articles à 1 ou à 3 noyaux, on inscrira d<sup>\*</sup>.

## Colonne 1 : THALLIES

- h = hétérothalle, II, bipolaire ou unifactoriel, IV, tétrapolaire ou bifactoriel,  
 A = Amphithalle,  
 H = Homothalle (voir discussion),  
 P = Parthénogénétique haploïde.

## Colonne 2 : NOMBRE de NOYAUX des BASIDIOSPORES

Il y a très généralement 8 noyaux à distribuer par baside; leur nombre sera donc le plus souvent de 1 ou de 2 par spore mûre projetée. Parfois cependant le nombre varie sur une même sporée : on écrira 1-4, si ce nombre va de 1 à 4, mais si le nombre 2 est de loin le plus fréquent on pourra écrire 2\*.

## Colonne 3 : NOMBRE de NOYAUX des ARTICLES du MYCÉLIUM MONOSPERME

## Colonne 4 : NOMBRE de NOYAUX des ARTICLES du MYCÉLIUM POLYSPERME (ou SECONDAIRE), âgé de quelques semaines.

Il faut toujours observer des articles terminaux en croissance, car c'est là que se révélera le mieux la présence d'articles pluri-ou multi-nucléés. Les mycéliums seront dits :

- u = uninucléés (articles terminaux compris),  
 d = dicaryotiques ou binucléés (les mitoses sont conjuguées),  
 p = plurinucléés : de 3 à 10-(15) noyaux environ dans les articles terminaux,  
 m = multinucléés : noyaux plus nombreux encore.

Si certaines cultures monospermes sont uninucléées et d'autres binucléées (chez une espèce amphithalle), on écrira u-d. Si la même culture monosperme est successivement uni- puis bi-nucléée (espèce homothalle), on écrira u/d. Si la même culture polysperme est localement binucléée (hyphes aériennes), localement pluri- ou multinucléée (hyphes submergées et marginales) cas des espèces astatocénocytiques, on écrira d-p ou d-m.

## Colonne 5 : COMPORTEMENTS NUCLÉAIRES (voir tableau I)

Des termes ont été antérieurement proposés (BOIDIN 1964 et 1971; KÜHNER 1977) pour décrire d'un mot le comportement nucléaire au cours du cycle :

N = NORMAL : la spore uninucléée germe en un mycélium primaire aux articles uninucléés; le mycélium secondaire est dicaryotique, comme les hyphes génératrices du basidiome.

SN = SUBNORMAL : la spore est généralement binucléée; peu après la première division des noyaux sporiques, le cloisonnement va rapidement isoler des articles uninucléés; le mycélium secondaire est dicaryotique.

He = HÉTÉROCYTIQUE : la spore, uni- ou plus souvent bi-nucléée, donne un mycélium primaire plurinucléé au moins au niveau des articles terminaux; cet état se prolonge tout au long de la phase primaire; le mycélium secondaire est dicaryotique.

As = ASTATOCÉNOCYTIQUE : la spore donne un mycélium primaire pluri-à multinucléé. Le mycélium secondaire n'est parfaitement binucléé (et bouclé)

qu'en conditions aérées. L'accumulation de CO<sub>2</sub> dans le milieu provoque un retour au comportement multinucléé du mycélium primaire, avec disparition progressive puis totale des boucles, rareté des cloisons transversales ... Resté hétérocaryotique, le mycélium reprend, en conditions aérées, boucles et dicaryons, les articles les plus grêles se montrant les premiers régularisés, tandis que ceux des hyphes axiales de la marge, plus larges, restent plurinucléés. Le basidiome est dicaryotique.

HC = HOLOCÉNOCYTIQUE : la spore émet des hyphes plurinucléées ou multinucléées; cet état de fait se maintient durant toute la vie mycélienne. Il peut gagner la fructification, et parfois même (*Coniophora puteana* par ex.) durer jusqu'au pied des basides.

HD = HOLODICARYOTIQUE : Les cellules des germinations sont d'emblée dicaryotiques; il n'y a pas de phase primaire.

HM = HOLOMONOCARYOTIQUE : les cellules sont uninucléées durant tout le cycle; c'est le cas des espèces parthénogénétiques haploïdes.

Ces deux derniers comportements, dénommés par KÜHNER (1977), décrivent des cycles raccourcis et correspondent chacun à une seule phase du comportement «NORMAL», la phase primaire (comportement Holomonocaryotique) ou la phase secondaire (comportement Holidicaryotique).

#### Colonne 6 : BOUCLES :

Beaucoup d'auteurs ne donnent pas de précisions; on sait que des boucles sont présentes, et sans doute nombreuses; dans ce cas on indiquera «b», mais chaque fois que nous le pourrons nous préciserons leur constance ou, au contraire, leur absence partielle ou totale :

b = des boucles,

c = boucles **constantes**, c'est-à-dire présentes à toutes les cloisons vraies, celles qui séparent des parties vivantes nucléées,

i = boucles **inconstantes**; elles manquent à certaines cloisons vraies,

r = boucles **rares**; elles ornent une faible partie des cloisons,

o = boucles **opposées**; sur certaines cloisons, deux boucles se font face; d'autres cloisons sont à boucle simple, la plupart sont généralement sans boucles,

v = boucles **verticillées**; 3, 4, parfois même 5 ou 6 boucles autour d'une même cloison. Les boucles verticillées se trouvent sur les hyphes les plus larges, par exemple à la marge des cultures; elles sont toujours associées à des boucles opposées et à des boucles simples, mais la majorité des cloisons est sans boucles.

a = boucles totalement **absentes**,

va = boucles **variables**; les boucles constantes sur le mycélium aérien manquent partiellement puis disparaissent sur le mycélium submergé; les hyphes axiales qui dépassent à la marge des cultures sur gélose sont généralement sans boucles. Ce comportement est associé à l'astatocénocytie.

#### Colonne 7 : VITESSE de CROISSANCE.

On notera ici le nombre de semaines nécessaires pour qu'une boîte de Pétri au malt-agar de 90 mm de diamètre soit pleine, la bouture étant placée à la

marge de la boîte : par exemple 3 = boîte remplie à 3 semaines, ou croissance hebdomadaire de 30 à 40 mm de rayon. L'incubation a lieu généralement à  $24 \pm 1^\circ\text{C}$ .

#### Colonne 8 : PRÉSENCE D'ÉLÉMENTS DISSÉMINATEURS sur le MYCÉLIUM SECONDAIRE :

Ce sont généralement des arthrospores ou oïdies, et des conidies. Les conidies sont soit uninucléées, — et l'on peut aisément obtenir des cultures haploïdes à partir d'une culture polysperme —, soit binucléées; les arthrospores, issues de la fragmentation d'hyphes sont dans la même culture secondaire parfois en partie uninucléées, en partie bi- ou même plurinucléées. On indiquera :

ar = arthrospores ou oïdies

co = conidies, et l'on ajoutera 1 ou 2, si elles sont régulièrement uni- ou binucléées. On ne signalera pas les éléments disséminateurs plus fréquemment observés sur les mycéliums primaires, car ils ne présentent aucun intérêt pour la pratique des tests d'intercompatibilité.

### LE PROBLEME DE L'HOMOTHALLIE

H. KNIEP (1928) qualifie de « monoïques » plusieurs espèces antérieurement étudiées par lui : *Hypochnus terrestris* Kniep (1913), *Stereum hirsutum* et *Typhula* sp. (1920), ce que, dit-il (1928, p. 398, note 1) « d'autres nomment homothalliques », mais il ajoute « ohne zu prüfen ob diese Bezeichnung hier berechtigt ist ». Le doute n'a pas été levé depuis. On peut lire, par exemple, dans J.A. HERRICK (1939) : « The writer is hesitating to make the statement that *Stereum gausapatum* is homothallic. The presence of clamp-connections ... are generally considered as characteristics of a secondary basidiomycetous mycelium ... all 36 monosporous mycelia showed the same characteristics and were indistinguishable from them. It therefore seems logical to conclude that single basidiospores gave rise to secondary mycelia and that the fungus is therefore homothallic ».

On parle alors d'homothallie présumée\*, ou plus brièvement d'homothallie, lorsque, comme pour *Stereum hirsutum* ou *gausapatum*, les mycéliums monospermes ne peuvent être distingués du mycélium polysperme du même champignon : même nombre de noyaux par article, s'il y a lieu, même présence de boucles. L'existence d'une caryogamie et d'une méiose dans les basides de toutes les fructifications d'origine monosperme devrait être le vrai critère de l'homothallie, mais il ne peut être dans la pratique correctement assuré, car nous ne provoquons pas, à volonté, la fructification de tous les champignons au laboratoire.

\* ou d'homothallie apparente, voir p. ex. BOIDIN (1964, p. 311) qui écrit « si les espèces holocénocytiques sont toujours apparemment homothalles ».

Pour des champignons présumés homothalles à mycélium pluri- ou multi-nucléé, divers auteurs, tel H.S. WHITNEY dans sa thèse sur *Rhizoctonia solani* (1963), mais surtout G.C. ADAMS et E.E. BUTLER (1982) pour *Thanatephorus cucumeris*, une des formes parfaites du *Rhizoctonia*, ou encore COATES et coll. (1981) pour *Stereum hirsutum* arrivent à la conclusion que les monospERMES de ces espèces peuvent échanger des noyaux, et que l'hétérocaryose obtenue n'est pas bien différente de celle classiquement observée avec les espèces hétérothalles bipolaires.

On voudra bien considérer, dans cet index, que, pour les espèces aux articles pluri- ou multi-nucléés étudiées à ce jour, H (homothallie présumée) n'est pas en contradiction formelle avec h II (hétérothallie bipolaire présumée).

Remarquons cependant la difficulté d'établir la complémentarité des homocaryons frères. Elle découle de l'observation, à l'œil nu, de mycéliums d'aspect particulier dans une partie des confrontations, et les tableaux de confrontation sont le plus souvent parsemés de cas incertains.

L'hétérothallie présumée, ou plus exactement l'hétérocaryose fonctionnelle des ex-homothalles a deux conséquences pratiques importantes :

1) les échanges nucléaires possibles font que les espèces présumées homothalles (celles par ex. des genres *Stereum*, *Coniophora*, *Phanerochaete* ...) constituent chacune un pool de gènes échangeables, donc «une espèce biologique», et non une accumulation de clones rendus indépendants par une reproduction strictement uniparentale.

2) on peut essayer de mettre au point des tests d'intercompatibilité, différents certes de ceux couramment pratiqués entre espèces hétérothalles où mycéliums primaires et secondaires sont à coup sûr reconnaissables sous le microscope (présence de boucles et (ou) de dicaryons chez le seul mycélium secondaire). COATES et coll. (1981) proposent des «multiple testing of interactions between single spore isolates ... by placing ... mycelial disks from four different incompatible sib isolates equidistant around the edge of a ... Petri plate, with a similar inoculum from a unrelated monospore isolate being placed in the centre ...» Lors d'un résultat positif «the central isolate became obliterated, and bisected by lines of antagonism».

#### ABBREVIATIONS AND DEFINITIONS OF THE TERMS USED :

The use of intercompatibility tests is slowly but surely becoming more widespread. This is due, on the one hand, to advances in the biological concept of species but in particular to the usefulness of the technique itself which gives the hesitant mycological systematician a direct reply by fungi themselves to the question : «are they the same species or not?»

Following the request of several fellow-mycologists around the world we are proposing to summarize concisely the useful data available on the saprophytic

	M y c é l i u m s			B a s i d i e		
	Germination	primaire	secondaire	subiculum	sous-hyménium	basides
Normal						—
Subnormal	x x					—
Hétérocytique	x x x x x x	x x x x x x x				—
Astatocénocytique	x x x x x x	x x x x x x	x = x = x = x			—
Holocénocytique	x x x x x x	x x x x x x	x x x x x x	x x x x = x	x = x = x = ■ =	—

COMPORTEMENTS NUCLEAIRES au cours du CYCLE :  
 ----- uninucléé  
 ===== binucléé  
 x x x x pluri- ou multinucléé

Basidiomycetes from an intercompatibility-test point of view. With the help of some colleagues the following indices will be successively published :

- Saprophytic Phragmobasidiomycetes,
- Non poroid Aphyllophorales,
- Poroid Aphyllophorales,
- Agaricales sensu lato,
- Gasteromycetes.

We made no claim to publishing of a fully comprehensive work as relevant information can be found in fields of study with very diverse orientations. Often these are not easily located and hence are not indexed. Consequently we would wish to be informed of any omissions which come to the attention of the reader, and, if it concerns personal work(s), to forward any publications which were unintentionally overlooked.

Data which are considered as useful basically consist of informations on thallism, clamp connections, growth rate and nuclear behaviour during the life cycle. This last feature is of particular use for example the haploid mycelia of heterothallic species without clamp connection can be crossed if the nuclear behaviour is of the type «normal», «subnormal», or «heterocytic» (see definitions further on). It is also useful to know if a species is astatocoenocytic, that is to say species in which the presence of clamp connections varies according to the level of aeration (accumulation of CO<sub>2</sub>). Such information on a species would prevent an erroneous conclusion of imperfect compatibility based on the absence of clamp connections in certain parts of the secondary mycelium.

Species listed in the indices will therefore include only those for which information of the type described above has been obtained. Many papers are concerned only with the secondary mycelia and are thus not considered unless the clamp connections are reported to be occasionally opposite or verticillate. On such cases, until proved otherwise, this signifies that the primary and secondary mycelia are indistinguishable neither by the presence of a few clamp connection nor nuclear coloration. Articles will be cited only if they provide new data for at one species. In the case of contradictory, or differing results both will be provided : as certain morphological species are formed of heterothallic and homothallic strains (ex. *Sistotrema brinkmannii*, *Hyphoderma setigerum*, or *Typhula micans* ...). According to the biological concept these strains are considered to be distinct species, even if only one specific name is available, as operational sterility barriers exist in the natural environment. In all the cases where only one specific name exists comprising several biological species will be indicated for example *S. brinkmannii* aggr. for collective or aggregated species.

The Basidiomycetes will be listed alphabetically according to their specific names with the generic name (or names) given in the relevant publications, following. The author of the species will be written without parentheses if one of the generic names cited (the first in general) is the one where the species was originally described. If the species name is a later synonym, or corresponds to an identification error, it will be underlined and the valid name referred to.



The synonyms will be listed along with the recognised species name and any relevant information published under such synonyms will be given at that point. Subspecies and varieties are listed under the related species and not in strict alphabetic order.

### EXPLANATION OF SYMBOLS AND ABBREVIATIONS

#### General :

Underlined results are presumed. This is often the case with homothallism (see further on).

Results accompanied by an asterisk \* are approximate, i. e. cannot be perfectly expressed by the symbol used. For example «d» in column 4 signifies dikaryotic; if a mycelium is generally dikaryotic but also shows files of cells with one or with three nuclei, then d\* is recorded.

#### Column 1 : THALLISM

- h = heterothallic, II bipolar or unifactorial, IV tetrapolar or bifactorial,
- A = Amphithallic,
- H = Homothallic (see further on),
- P = Parthenogenetic haploid.

#### Column 2 : NUMBER OF NUCLEI IN BASIDIOSPORES

Very generally there are 8 nuclei to be distributed per basidium and more often than not 1 or 2 nuclei per mature spore. Sometimes however the number of nuclei per spore varies within ■ single spore-print : 1-4 will be entered if their number varies between 1 and 4, or 2\* if the most occurring number is 2.

#### Column 3 : NUMBER of NUCLEI per CELL in MONOSPERM MYCELIA

#### Column 4 : NUMBER of NUCLEI per CELL in POLYSPERM (OR SECONDARY) MYCELIA a few weeks old.

Growing hyphal tip cells should always be chosen for examination as the presence of pluri- or multi-nucleate cells is best revealed in this zone. Mycelia will be labelled :

- u = uninucleate (terminal cell included),
- d = dikaryotic or binucleate,
- p = plurinucleate : about 3-10-(15) nuclei in the terminal cells,
- m = multinucleate : nuclei more numerous again.

If certain monosperm cultures are uninucleate and others, binucleate (an amphithallic species for example) u-d will be entered. If ■ monosperm culture is successively uni- then bi-nucleate (homothallic species for example) then u/d will be entered. If the same polysporous culture is locally binucleate (aerial hyphae) locally pluri- or multi-nucleate (submerged hyphae), case of astato-coenocytic species, d-m or d-p will be entered.

## Column 5 : NUCLEAR BEHAVIOUR

Concise terms have previously been proposed to describe the nuclear behaviour during the complete life cycle of Basidiomycetes (BOIDIN 1964 or 1971, KÜHNER 1977) :

N = Normal : the uninucleate spore germinates to give ■ uninucleate primary mycelium; the secondary mycelium is dikaryotic.

SN = Subnormal : the spore is generally binucleate but shortly after the first nuclear division septation rapidly produces a uninucleate primary mycelium; the secondary mycelium is dikaryotic.

He = Heterocytic : the uninucleate or more often the binucleate spore germinates to give ■ lasting plurinucleate primary mycelium (terminal cells of the hyphae at least); the secondary mycelium is dikaryotic.

As = Astatocoenocytic : the spore germinates to produce a pluri to multinucleate primary mycelium. Only under aerated conditions is the secondary mycelium perfectly binucleate and with clamp connections. The accumulation of CO<sub>2</sub> in the medium provokes ■ return to the multinucleate behaviour of the primary mycelium with a progressive, then total, disappearance of clamp connections and a scarcity of transverse septa. Remaining heterokaryotic, the mycelium can become clamped and dikaryotic again if aerated; the narrowest cells being the first to revert while the broader, axial hyphae of the margin for example, remain plurinucleate. The basidiocarp is dikaryotic.

HC = Holocoenocytic : the spore germinates to produce a constantly pluri- or multi-nucleate mycelium; this nuclear condition is maintained during all the mycelial life, and might spread to fructifications, sometimes even up to the base of basidia (i. e. *Coniophora puteana*).

HD = Holodikaryotic : the mycelium is straightaway dikaryotic after germination with no monokaryotic phase.

HM = Holomonokaryotic : the mycelium is constantly uninucleate throughout the complete life cycle (case of haploid parthenogenetic species).

The two last patterns of behaviour, thus named by KÜHNER (1977), describe shortened life cycles and correspond to constant nuclear behaviour in either the primary (holomonokaryotic) or secondary (holodikaryotic) phase of the «normal» behaviour.

## Column 6 : CLAMP CONNECTIONS

Many authors do not give sufficient precise data on clamp connections. If it is known that they are present and probably numerous then «b» will be recorded. Wherever possible more precise data on their constancy and absence, either partial or complete will be given according to the following legend :

b = clamp connections present,

c = clamp connection constant, i. e. present at all true septa separating living nucleate cells,

i = clamp connections insconstant, i. e. missing from some true septa but clamped septa being more numerous,

r = clamp connections rare but always simple,

o = clamp connections opposite; at certain septa two clamp connections are found, one opposite the other. At other septa simple clamps are found but the majority of septa are without clamps.

v = clamp connections verticillate. 3 or 4 (sometimes even 5 or 6) clamp connections around one septum. Such verticillate clamps are found on the broadest hyphae and are always associated with opposite and simple clamps; the majority of septa are, however, without clamps.

a = total absence of clamp connections,

va = clamp connections variable : the constant clamps of the aerial mycelium become inconstant then disappear when the mycelium is submerged. Axial hyphae which go beyond the margin of agar cultures are generally unclamped. This is associated with the astatocoenocytic mode of behaviour.

#### Column 7 : GROWTH RATE

Growth rate is recorded as the number of weeks taken for a fungus to completely cover a 90 mm diameter malt agar Petri dish where the inoculum is positioned at the margin of the Petri dish. For example 3 = Petri dish covered after 3 weeks or weakly radial growth 30 to 40 mm. Incubation is generally at  $24 \pm 1^\circ\text{C}$ .

#### Column 8 : PRESENCE of PROPAGATIVE ELEMENTS on the SECONDARY MYCELIUM :

The conidia are either uninucleate (and thus monokaryotic cultures are easily obtained from a polysperm culture) or binucleate. The arthrospores or oidia resulting from the fragmentation of hyphae can be uni, bi and sometimes plurinucleate; often the three types being obtained from a single secondary culture.

ar = arthrospores or oidia,

co 1 = uninucleate conidia,

co 2 = binucleate conidia.

Propagative elements observed on primary mycelia will not be noted in the indices as they have no practical application in intercompatibility tests.

### THE PROBLEM OF HOMOTHALLISM

H. KNIEP (1928) used the term «monözisch» to describe several species previously studied by him: *Hypochnus terrestris* Kniep (1913), *Stereum hirsutum*, and *Typhula* sp. (KNIEP 1920) «a condition which others call homothallic» he says but adds «ohne zu prüfen of diese Bezeichnung hier berechtigt ist». The question has not been solved since. One reads for example in J.A. HERRICK (1939) : «The writer is hesitant to make the statement that *Stereum gausapatum* is homothallic. The presence of clamp connections are generally considered as characteristics of a secondary basidiomycetous mycelium ... all 36 monosporous mycelia showed the same characteristics and were indistinguishable from them. It therefore gave rise to secondary mycelia and that the fungus is therefore

homothallic». One talks therefore of a presumed homothallism\* or more simply «homothallism», because the monosporous mycelium cannot be distinguished from the polysperm mycelium of the same fungus, for example having the same number of nuclei per cell or possessing some clamps. The fructification of all the monosporous isolates where karyogamy and meiosis occur in the basidium, which should be the real criterion of homothallism, cannot be carried out in practise as the production of fruit bodies in culture is not sufficiently ordered.

For the earlier mentioned presumed homothallic fungi with pluri- or multi-nucleate mycelia, several authors arrive at the conclusion that monosperms of these species can exchange nuclei and that the heterokaryon obtained is not well differentiated from that classically observed with heterothallic bipolar species : for example, H.S. WHITNEY in his thesis on *Rhizoctonia solani* (1963); more notably G.C. ADAMS and E.E. BUTLER (1982) for *Thanatephorus cucumeris*, one of the perfect forms of *Rhizoctonia*, or again COATES and al (1981) for *Stereum hirsutum*.

With respect to the few species with pluri- or multi-nucleate cells studied up until now and contained in the index we would like to consider that H (presumed homothallism) is not in strict contradiction with h II (bipolar heterothallism presumed).

The difficulty in establishing complementary homocaryon sibs should be given due consideration. Observation with the naked eye reveal mycelia with a particular form in one part of the confrontations and tables showing the results of pairings are more often strewn with uncertain cases. Presumed heterothallism or more exactly functional heterocaryosis of previously considered homothallic species has two important practical consequences :

1) Possible nuclear exchange means that each one of the presumed homothallic species (e. g. species of the genera *Stereum*, *Coniophora*, *Phanerochaete* ...) constitutes a pool of exchangeable genes, therefore a biological species, and not an accumulation of clones rendered independent by strictly uniparental reproduction.

2) One can try to establish tests of intercompatibility, different to those regularly used between heterothallic species where the primary and secondary mycelium are easily recognised under the microscope (presence of clamps and/or dikaryons in the secondary mycelium only). COATES and al. (1981) propose the «multiple testing of interactions between single spore isolates ... by placing ... mycelial disks from four different incompatible sib isolates equidistant around the edge of a Petri plate, with a similar inoculum from an unrelated monospore isolate being placed in the centre ...» When test is positive «the central isolate became obliterated and bisected by lines of antagonism».

\* or of an «apparent homothallism», see BOIDIN (1964, p. 311) who wrote : «si les espèces holocénocytiques sont toujours apparemment homothalles».

## BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS G.C. & BUTLER E.E., 1982 — A re-interpretation of the sexuality of *Thanatephorus cucumeris* anastomosis group four. *Mycologia* 74 : 793-800.
- BOIDIN J., 1964 — Valeur des caractères cultureux et cytologiques pour la taxinomie des Thelephoraceae résupinés et étalés-réfléchis (Basidiomycètes). *Bull. Soc. Bot. France* 111 : 309-315.
- BOIDIN J., 1971 — Nuclear behavior in the mycelium and the evolution of the Basidiomycetes, in PETERSEN R.H., Evolution of the Higher Basidiomycetes, an International Symposium, Univ. Tenn. Press : 129-148.
- COATES D., RAYNER A.D.M. & TODD N.K., 1981 — Mating behaviour, mycelial antagonism and the establishment of individuals in *Stereum hirsutum*. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 76 : 41-51.
- HERRICK J.A., 1939 — A microscopical study of the mycelium of *Stereum gausapatum* Fries. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 58 : 377-384.
- KNIEP H., 1913 — Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten I Die Entwicklungsgeschichte von *Hypochnus terrestris* nov. sp. *Zeitschr. f. Bot.* 5 : 593-609.
- KNIEP H., 1920 — Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung (Untersuchungen an Basidiomyceten). *Verh. Physik. mediz. Ges. Würzburg* 46 : 1-18.
- KNIEP H., 1928 — Die Sexualität der niederen Pflanzen. G. Fisher, Jéna, 544 p.
- KÜHNER R., 1977 — Variation of nuclear behaviour in the Homobasidiomycetes. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 68 : 1-16.
- WHITNEY H.S., 1963 — Heterocaryosis and variation in *Rhizoctonia*. *Diss. Abstr. U.S.A.* 24 : 927.